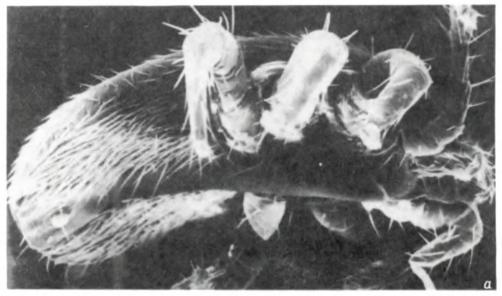
СРАВНИТЕЛЬНО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КЛЕЩА TROPILAELAPS CLAREAE (LAELAPTIDAE) — ПАРАЗИТА МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ

И. А. Акимов, А. В. Ястребцов

Приведена морфологическая характеристика паразитического клеща *T. clareae*. Дано сравнение с другим сходным по биологии видом *Varroa jacobsoni*. Показаны различные пути перехода к паразитированию на подвижном хозяине этих двух видов. Исходя из сравнительно-морфологических данных высказывается предположение, что дальнейшее расширение ареала *T. clareae* возможно только в районы с небольшим безрасплодным периодом у пчел, где природные условия позволяют пережить неблагоприятные условия в пределах улья или других резерватах со сходными условиями.

В последнее время большую тревогу пчеловодов и ветеринаров — специалистов по болезням пчел, вызывает возбудитель тропилеляпсоза клещ *Tropilaelaps clareae*. Впервые этот вид был описан по случайным находкам в гнездах крыс на Филиппинах (Delfinado, Baker, 1961). Однако первоначальным хозяином этого клеща служит пчела *Apis dorsata* (DeJoung a. o., 1982), на которой он впервые обнаружен там же, на Филиппинах (Laiqo, Morse, 1968) и в Индии (Bharadwaj, 1968). В дальнейшем *T. clareae* был отмечен, как паразит расплода и других видов пчел: *A. cerana* и, что особенно важно, *A. mellifera* (Delfinado-Baker, Stayer, 1983). Недавно (Delfanado-Baker, Baker, 1982) был описан еще один представитель этого же рода — *T. koenigerum*.

Распространившись по странам Южной и Юго-Восточной Азии, *Т. clareae* наносит большой ущерб пчеловодству, особенно при совместном паразитировании с другим гамазовым клещом *Varroa jacobsoni* (Гапонова, Гробов, 1978). В настоящее время границы расширяющегося из года в год ареала этого вида достигли рубежей СССР (Nixon, 1983). Вместе с тем сведения о возбудителе тропилеляпсоза пчел весьма скудные, а в отечественной литературе ограничены данными, обобщенными в работе Гапоновой и Гробова (1978). Публикации Давыдовой (1976), Давыдовой и Никольского (1986) внесли путаницу в изучение этого вида, так как указанные авторы считали, что *T. clareae* — это повторное описание обычного для европейской части СССР и Сибири и не имеющего большого практического значения, паразитирующего на пчелах *Mellitiphis alvearius*, описанного Берлезе в 1896 г. Такое утверждение тем более странно, что даже поверхностное сравнение



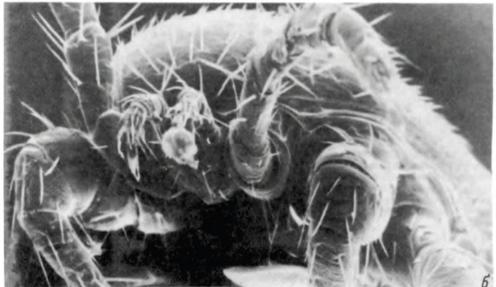


Рис. 1. Особенности морфологии самки. a — общий вид самки (латерально) (РЭМ, $\times 120$); δ — то же, рострально (РЭМ, $\times 200$).

морфологии этих двух видов по имеющимся иллюстрациям не позволяет причислить эти два вида даже к одному роду. Эта ошибка нуждается в скорейшем исправлении, так как если *M. alvearius* обычен на территории нашей страны, то *T. clareae* является карантинным видом и на территории СССР до настоящего времени не обнаружен, а поиски его на Дальнем Востоке в 1986 г. не дали положительного результата.

Материал и методика. Материалом для исследования, который любезно был нам предоставлен Др. Дельфинадо-Бейкер (США), послужили взрослые особи *T. clareae*, собранные в 1982 г. из семьи *Apis mellifera* в Тайланде. Изучение проводили как с помощью методов световой микроскопии, так и в растровом электронном микроскопе JSM-35C. Метрические соотношения члеников конечностей вычисляли по методике, предложенной нами ранее (Акимов и др., 1986).

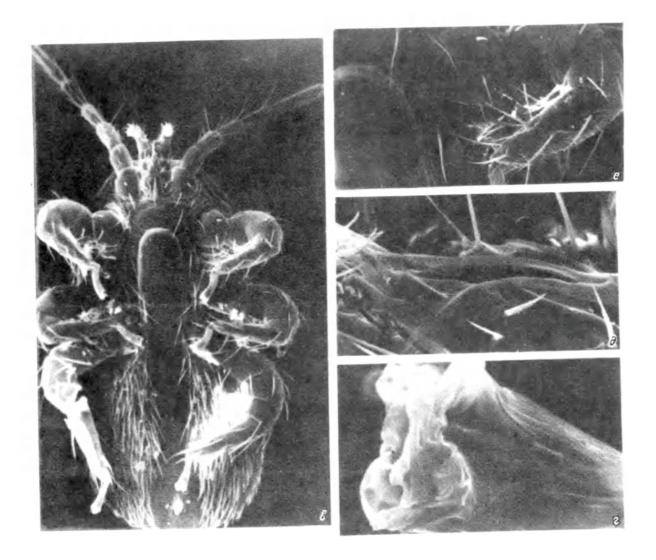


Рис. 1 (продолжение). e — то же, вентрально (РЭМ, \times 86); e — амбулакрум ноги II (РЭМ, \times 2000); d — стернальный щит и нога II (РЭМ, \times 300); e — тритостернум (РЭМ \times 1000).

Сравнительная характеристика индексов члеников ходильных конечностей и относительной величины усилий, возникающих на конце терминального комплекса ног (F_1/F_2) .

| - Вид | Пара ног | Кокса | Трохантер | Фемур | Гену | Тибия | Тарсус | F_1/F_2 |
|----------------------|----------|-------|-----------|-------|------|-------|--------|-----------|
| | | | | | | | | |
| Tropilaelaps clareae | 1 | 3.3 | 1.4 | 0.4 | 0.55 | 0.45 | 0.225 | 0.092 |
| | 2 | 2.6 | 2.0 | 0.6 | 0.73 | 1.0 | 0.27 | 0.131 |
| | 3 | 2.2 | 1.86 | 0.75 | 0.64 | 0.9 | 0.28 | 0.130 |
| | 4 | 2.67 | 1,37 | 0.61 | 0.86 | 0.85 | 0.23 | 0.230 |
| Varroa jacobsoni | 1 | 2.99 | 5.0 | 1.0 | 2.0 | 1.67 | 0.53 | 0.120 |
| • | 2 | 8.80 | 5.66 | 1.34 | 1.56 | 1.05 | 0.72 | 0.154 |
| | 3 | 8.96 | 5.98 | 1.0 | 1.13 | 1.69 | 0.50 | 0.119 |
| | 4 | 6.0 | 3.75 | 1.25 | 1.40 | 1.71 | 0.86 | 0.123 |
| Eulaelaps stabula- | 1 | 0.89 | 0.67 | 0.27 | 0.36 | 0.27 | 0.18 | 0.032 |
| ris | 2 | 3.0 | 1.5 | 0.56 | 0.55 | 0.45 | 0.20 | 0.055 |
| | 3 | 2.5 | 1.14 | 0.40 | 0.40 | 0.57 | 0.25 | 0.048 |
| | 4 | 2.5 | 0.43 | 0.27 | 0.27 | 0.21 | 0.12 | 0.030 |

Результаты и обсуждение. Не вдаваясь в подробности видового морфологического описания, можно отметить, что самка и самец T. clareae, как видно на рис. і имеют облик, типичный для группы леляптидных клещей. Форма тела их удлиненно-овальная. Идиосома до 980 мкм длины и 530 мкм ширины у самки и 880 мкм длины и 513 мкм ширины у самца. Взрослые особи темноокрашены, для них характерна неотрихия (рис. 1, a-s). Гнатосома клеща скрыта под нависающим дорсальным щитом, а тектум редуцирован до узкой полоски без выступов и с дорсальной стороны не просматривается (рис. і. a, δ). Обращают на себя внимание хелицеры (рис. 2, δ — ϵ) грызущего типа, с бичевидным сперматодактилем у самцов (рис. 2, 6). Отношение длины отростка на каудальной поверхности подвижного пальца (от мыщелка до места прикрепления сухожилий мышц-леваторов) к собственно длине подвижного пальца хелицер (относительные усилия на конце клешни хелицер) — 0.182. На вентральной стороне идиосомы расположены хорошо склеротизованные щиты (рис. $1, s, \partial$). Свободная от щитов кутикула несет многочисленные щетинки. Серповидный стернальный щит с тремя парами щетинок (рис. $1, \partial$). Непосредственно за ним расположен единый генитовентральный и анальный щиты. Генитовентральный щит не имеет щетинок, и его задняя часть у самок черепицеобразно прикрывает часть анального щита (у самцов между ними расположена полоска артроподиальной мембраны). Перитремальные щиты заходят за коксы IV пары ног. Ноги функционально и морфологически дифференцированы. Первая их пара выполняет тактильную функцию. Последующие пары слегка утолщены (индексы члеников представлены в таблице). Все ноги имеют нормально развитые присоски и несколько редуцированные когтевидные склериты амбулакров. Терминальные членики ног соединены за счет одномыщелковых суставов.

Особый интерес представляет сравнение T. clareae с другим паразитическим видов — Varroa jacobsoni. Эти виды близки по своей биологии: развитие, питание и размножение их происходит на личинках и куколках преимущественно трутневого расплода. В то же время не только отдельные морфологические признаки, но и общие пропорции тела их значительно отличаются. Прежде всего различно строение их ротовых органов. По сравнению с V. jacob soni, у T. clareae хелицеры (рис. 1, в, г) кажутся более мощными и менее специализированными, а по относительным усилиям на конце подвижного пальца этот вид близок к Androlaelaps casalis (0.170) и Eulaelaps stabularis (0.180), т. е. к видам, для которых характерен факультативный паразитизм с доминированием хищничества. В то же время считать такие хелицеры совсем не специализированными нельзя. Вершины неподвижных пальцев у T. clareae апикально раздвоены и при смыкании клешней в промежутки между ними вкладываются острые вершины подвижных пальцев. Последние имеют острую режущую кромку с небольшим зубчиком. Такие клешни обеспечивают многократное разрезание и прокусывание не столько кутикулы взрослых пчел, сколько кутикулы личинок и куколок расплода. Более мощные у T. clareae и корникулы. Они представлены стилетообразными структурами, которые совместно образуют мощный клин, внедряемый в проделываемую хелицерами ранку. Так же мощны и утолщены стили, в которых проходят протоки слюнных желез. Для T. clareae характерно значительное развитие длинного, перистого лабрума (рис. 2, а; 1; е) (эпифаринкса). Это отмечалось даже как характерный признак при первоописании вида (Delfinado, Baker, 1961). Лабрум вместе с лаци-

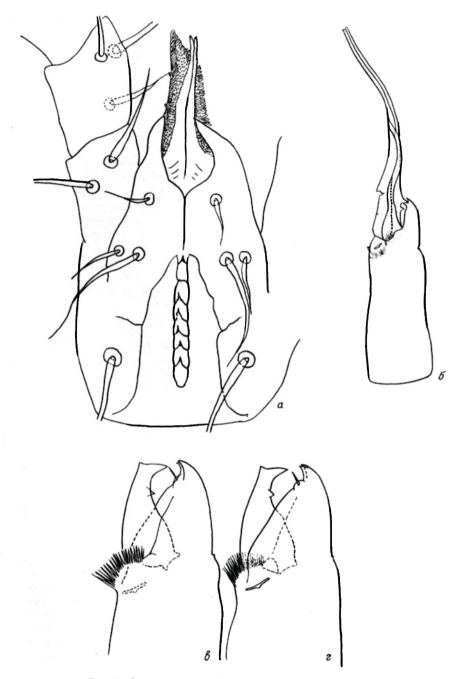


Рис. 2. Особенности морфологии ротового аппарата. a — гипостом (вид снизу); δ — хелицера самца; θ — хелицера самки (аксиально); ϵ — хелицера самки (антиаксиально).

ниями занимает в гнатосоме терминальное положение и при питании не может не погружаться внутрь ранки.

В целом у сравниваемых видов специализация ротовых органов шла не в одинаковом направлении. У V. jacob soni специализация привела к развитию у хелицер колюще-режущей функции при

редукции неподвижного пальца. У *T. clareae* — к развитию у хелицер функции иссечения кутикулы с помощью щипчикообразных клешней.

Не менее интересно сравнение ходильных конечностей. У обоих видов (у V. jacobsoni — сильнее) ноги гипертрофированы. При сравнении индексов конечностей (см. таблицу), видно, что морфофункциональная дифференциация различных пар ног у T. clareae выражена в большей степени, чем у V. jacobsoni, что указывает на их меньшую специализацию к общей функции закреплению на подвижном хозяине. В то же время амбулакры ног (рис. 1, г) уже имеют черты, указывающие на его адаптацию к такому закреплению (редукция коготков и развитие присоски). Дополнительных образований, которые могли бы характеризовать T. clareae как форезирующий вид (демпферные структуры на фемуре и тарсусе, увеличение жесткости конечности), не обнаружено. Надо полагать, что закрепление на хозяине у Т. clareae не так совершенно, как у V. jacobsoni. Во всяком случае отмечается, что более двух суток на подвижной пчеле они прожить не могут (Woyke, 1985). У Т. clareae перитремы не подверглись столь значительным топографическим изменениям, как у V. jacobsoni (Акимов, Ястребцов, 1984), имеют обычное для гамазовых клещей расположение. Не изменена у T. clereae по сравнению с V. jacobsoni и форма тела, которая у последнего служит наиболее ярким примером морфологической специализации к форезии и эктопаразитированию на взрослой пчеле. Во всяком случае, именно такие или сходные признаки отличают членистоногих, в часности гамазовых клешей, перешедших к облигатно-эктопаразитическому образу жизни. Клещ T. clareae не достигает в этом направлении столь же глубокой специализации. Весь его облик, специализация уже рассмотренных органов и структур не позволяют выделить как-то этот вид от других гамазид — облигатных гнездово-норовых паразитов (Беклемишев, 1954; Земская, 1969). Судя по нашим (Акимов, Пилецкая, 1983) и литературным (Ifantidis, 1983) данным, у V. jacobsoni и T. clareae жизненные циклы, процессы развития и размножения обеспечиваются сходным влиянием хозяина (или хозяев). В гнездах пчел эти виды обитают в условиях своеобразного термостата, работающего в относительно постоянном режиме. Отличие между видами заключается в том, что T. clareae более тесно связан с таким режимом и с ячейками сот. Вне ячейки и без развивающихся в них преимагинальных стадий, как это показывают непосредственные наблюдения (Woyke, 1985), паразит существовать не может. На пчелах он может некоторое время форезировать (DeJoung a. o., 1982), однако сомнительно, чтобы он мог полноценно питаться на подвижной пчеле это время. Поэтому в условиях, когда отсутствует расплод, этот паразит существовать не может, а следовательно, не может зимовать в клубе пчел так, как это наблюдается у V. jacobsoni. Тем не менее T. clareae может представлять опасность во всех тех случаях, когда в пчелиной семье круглый год имеется расплод.

Проведенный сравнительный анализ морфологической и функциональной специализации двух паразитирующих на пчеле видов позволяет восстановить в какой-то мере направление эволюции этих паразитов, которая привела их в одну пчелиную ячейку.

Истоками паразитизма T. clareae можно считать нидиколию, т. е. образ жизни клещейнидиколов, которыми так богаты гнезда общественных насекомых. В ряде случаев эта нидикольная фауна клещей, например акароидных, ничем, кроме требований к термогигрорежиму, не отличается от живущих вне гнезда форм (Акимов, 1985). Переход хищного или по крайней мере непаразитического нидикола к гнездово-норовому паразитизму не влечет за собой значительных морфофункциональных перестроек различных систем органов. Несколько видоизменились органы пищедобывающей деятельности (ротовой аппарат), усилились конечности, синхронизированы с репродуктивным циклом хозяина сроки откладки яиц и их развитие. Фактически этот вид связан с гнездом в большей мере, чем с хозяином. В противоположность этому становление паразитизма клеща V. jacobsoni происходило на принципиально иной основе — от форезии к облигатному эктопаразитизму на взрослых насекомых с последующим вторичным переходом на преимагинальные стадии развития (расплод). Это привело к значительной перестройке как внешнего, так и внутреннего строения форезирующей стадии. Действительно, как было показано ранее (Акимов и др., 1988), у V. jacobsoni изменениям подверглись не только форма и пропорции тела, но и различные внутренние органы или отдельные их структуры. Начальная связь предковых форм с форезией и эктопаразитизмом оказалась решающей для перехода этого вида на нового хозяина и распространение его во всем мире. Специализация V. jacobsoni к форезии позволила ему при отсутствии расплода успешно переживать на взрослых насекомых, что и послужило главным фактором расширения ареала тропического по происхождению вида по всему ареалу медоносной пчелы, включая зону

умеренного климата. И именно отсутствие такой специализации у T. clareae не позволяет ему также успешно продвигаться вслед за V. jacobsoni, хотя и при таком характере паразитирования возможно еще дальнейшее продвижение $T.\ clareae$ в те зоны, где безрасплодный период очень короткий и позволяет клещу пережить его в пределах улья (гнезда) либо других резерватах со сходными условиями, пригодными для переживания.

Список литературы

- А к и м о в И. А. Биологические основы вредоносности акароидных клещей // Киев; Наукова думка, 1985. 160 c.
- Акимов И. А., Пилецкая И. В. О жизнеспособности яиц клеща варроа // Пчеловодство. 1983. № 8. С. 20.
- Акимов И. А., Ястребцов А. В. Респираторная система клеща Varroa jacobsoni // Вест. зоол. 1984, № 3. С. 45—49.
- Акимов И. А., Ястребцов А. В., Войтенко С. В. Особенности строения и принципы локомоции конечностей некоторых гамазовых клещей // Вест. зоол. 1986. № 11. С. 71—74.
- Акимов И. А., Старовир И. С., Ястребцов А. В., Горголь В. Т. Клещ варроа возбудитель варроатоза пчел. Киев: Наукова думка, 1988. 118 с.
- Беклеми шев В. Н. Паразитизм членистоногих на наземных позвоночных. П. Основные направления его развития // Мед. паразитол. 1954. Т. 23, № 1. С. 3—20.
- Гапонова В. С., Гробов О. Ф. Клещевые болезни пчел. М.: Россельхозиздат, 1978. 91 с. Давыдова М. С. Гамазовый клещ Mellitiphis alvearius Berlese, 1896 (Parasitiformes, Gamasoidea) // Новые и малоизвестные виды фауны Сибири. 1976. Вып. 10. С. 183—190. Давыдова М. С., Никольский В. В. Гамазовые клещи Западной Сибири // Новосибирск:
- Наука, 1986. 124 с.
- З е м с к а я А. А. Типы паразитизма гамазовых клещей // Мед. паразитол. 1969. Т. 38, № 4. С. 393—
- Bharadwaj R. A. A new record of the mite Tropilaelaps clareae from Apis dorsata colonies //
- Bee World. 1968. Vol. 49, N 3. P. 115.

 Delfinado M. D., Baker E. W. Tropilaelaps, a new genus of mite from the Phillippienes // Fieldiana (Zool.). 1961. Vol. 44, N 7. P. 53—56.
- Delfinado-Baker M. D., Baker E. W. A new species of Tropilaelaps parasitic of honey bees // A. Bee J. 1982. Vol. 122, N 6. P. 416—417.
- Delfinado-Baker M. D., Styer W. E. Mites of honey bees as seen by scaning electron microscope / Am. Bee J. 183. Vol. 123, N 11. P. 812—813, 819.

- microscope / Am. Bee J. 183. Vol. 123, N 11. P. 812—813, 819.

 De Joung D., Morse R. A., Eickwort G. C. Mite pests of honey bees // Ann. Rev. Entomolog. 1982. Vol. 27. P. 229—252.

 If an tidis M. D. Ontogenesis of the mite Varroa jacobsoni in worker and drone honeybee broad cells // J. Apicult. Res. 1983. Vol. 22, N 3. P. 200—206.

 Laiqo F. M., Morse R. A. The mite Tropilaelaps clareae in Apis dorsata colonies in the Phillippines // Bee Worl. 1968. Vol. 49, N 3. P. 116—118.

 Nixon M. World maps of Varroa jacobsoni and Tropilaelaps clareae, with additional record for honey bee diaseases and parasites previously maps // Bee World. 1983. Vol. 64, N 3. P. 124—131 131.
- Woyke J. Tropilaelaps clareae, a serious pest of Apis mellifera in the tropics, but not dengerous for apiculture in temperate // Am. Bee J. 1985. Vol. 125, N 7. P. 497—499.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР, Киев

Поступила 16.10.1987.

COMPARATIVE-MORPHOLOGICAL CHARACTERS OF THE MITE TROPILAELAPS CLAREAE (LAELAPTIDAE), A PARASITE OF THE HONEY-BEE

I. A. Akimov, A. V. Yastrebtsov

SUMMARY

Morphological characteristics of the parasitic mite Tropilaelaps clareae in given. This species is compared to the other similar parasitic mite *Varroa jacobsoni*. A different nature of parasitism in these two similar in their biology species in shown. *V. jacobsoni* is a species that passed to parasitism from phoresia and preserved all the advantages which enable in to fasten to the quickly moving host. *T. clareae* passed to obligate parasitism from nest-burrow symbiosis and possesses no distinct adaptive devices for fastening to the host. In this connection its long stay on bees is scarcely probable. Further spread to tropilaelapsosis is possible only to the regions, natural conditions of which help the to survive unfavourable conditions in a hive or other habitats with similar coditions suitable for surviving.